

УДК 576.895.42

**ЭВОЛЮЦИЯ И АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ У GAMASINA
(ACARINA: MESOSTIGMATA), ПАРАЗИТОВ ПОЗВОНОЧНЫХ**

Ф. Радовский

Калифорнийский университет, Сан-Франциско, США

В статье обсуждаются пути, главнейшие факторы эволюции и адаптивная радиация у гамазовых клещей-паразитов позвоночных.

Гамазовые клещи (*Gamasina*) дают необычную, может быть, единственную в своем роде возможность для изучения эволюции паразитизма благодаря наличию ряда промежуточных форм между свободноживущим организмом и облигатным паразитом, частоте морфологических промежуточных звеньев между паразитами различных типов (а именно энто- и эндопаразитами) и степени паразито-хозяинских взаимоотношений. Цель данного обзора — дать очерк филогении, включая происхождение паразитирования на позвоночных у этой группы, а также проследить некоторые морфологические и биологические изменения, связанные

Таблица 1
Классификация и распространение основных групп гамазин, паразитирующих на позвоночных

Семейства	Коли-чество родов	Коли-чество видов	Основные хозяева	Географическое распространение
<i>Laelapidae</i>				
<i>Haemogamasinae</i>	4	50	Грызуны, насекомоядные.	Голарктика (в основном).
<i>Laelapinae</i>	24	250	Млекопитающие (в основном грызуны).	Космополиты.
<i>Hirstionyssinae</i>	5	65	Млекопитающие.	Космополиты.
<i>Myonyssinae</i>	1	8	Млекопитающие.	Голарктика.
<i>Alphalaelapinae</i>	1	1	Грызуны (<i>Aplodontidae</i>).	Неарктика.
<i>Dermanyssidae</i>	2	15	Птицы, грызуны.	Космополиты.
<i>Hystrichonyssidae</i>	1	1	Грызуны (змеи?).	Индо-малайские.
<i>Dasyponyssidae</i>	1	1	Неполнозубые.	Неотропические.
<i>Ixodorychidae</i>	6	30	Змеи.	Космополиты.
<i>Omentolaelapidae</i>	1	1	Змеи.	Эфиопская обл.
<i>Entonyssidae</i>	8	25	Змеи.	Космополиты.
<i>Spinturnicidae</i>	7	50	Летучие мыши.	Космополиты.
<i>Halarachnidae</i>				
<i>Raillietinae</i>	1	3	Копытные, сумчатые.	Космополиты (у полорогих).
<i>Halarachninae</i>	6	35	Млекопитающие.	Космополиты.
<i>Macronyssidae</i>				
<i>Macronyssinae</i>	9	42	Летучие мыши (все, кроме двух видов).	Космополиты.
<i>Ornithonyssidae</i>	11	85	Млекопитающие, птицы, рептилии.	Космополиты.
<i>Rhinonyssidae</i>	22	250	Птицы.	Космополиты.

с приспособлением к паразитизму. Семейства, рассматриваемые в этой статье (табл. 1), включают большинство *Gamasina* (а следовательно, и *Mesostigmata*), связанных с позвоночными. Опущены лишь немногие *Gamasina*, связанные с позвоночными (*Heterozercon*, *Myonyssoides*, *Tropicoseius*, и т. д.), которые, вероятно, стоят в стороне от основного эволюционного пути.

Большая часть содержания этой статьи в кратком виде была доложена на симпозиуме Второго международного акарологического конгресса, который состоялся в июле 1967 г. в Сельскохозяйственной школе Ноттингемского университета; доклад публикуется в трудах конгресса. Работа была выполнена на средства Research Grant AI-07337, NIH, U. S. Public Health Service.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПАРАЗИТИЗМА

Эванс (Evans, 1955) поддерживает предположение Фиштума, что подсемейство *Hypoaspidinae* включает наиболее примитивных *Laelapidae* и дает начало нескольким паразитическим группам. По-видимому, все группы, перечисленные в табл. 1, берут свое начало от *Hypoaspidinae*. *Laelapinae* и *Haemogamasinae*, происходят непосредственно от этого подсемейства, и наиболее примитивные (непаразитические или факультативно паразитические виды этих производных групп) обычно встречаются в гнездах мелких млекопитающих или птиц. В этом случае поселение в гнездах, вероятно, является предпосылкой к паразитизму, и мы должны принимать во внимание значение обитания в гнездах в процессе развития эволюции паразитизма.

Гнездо представляет собой обильный источник разнообразных белков, а следовательно, и прекрасное конгрегационное место для образования сообществ. Полифаги и хищники в гнезде могут удовлетворять все свои потребности в пище. Близость полов снижает необходимость длительного выживания самца, и следовательно, роль самца главным образом сводится к выполнению репродуктивной функции. Обычно среди свободноживущих *Gamasina* сперматодактиль представляет собой отросток подвижного пальца клещи, причем хелициеры самца сохраняют по существу ту же форму и потенциальную трофическую функцию, что и у самки. В противоположность этому у самцов наиболее политрофических нидиков и паразитов хелициеры настолько изменены для передачи спермы, что их функция питания очень снижена или даже утрачена совсем. Эта специализация связана с вовлечением «пор для введения спермы» («sperm induction pores», Michael, 1892) в процесс копуляции. Эти поры представляют собой маленькие парные отверстия в области III и IV кокса, расположенные по обеим сторонам тела самки (Dosse, 1959; Young, 1959; Fain, 1963). Инокуляция через эти крошечные отверстия оказывает сильное адаптивное влияние на модификацию хелициер у самцов. Жизнь в гнезде понижает противодействующее стремление сохранить хелициеры как органы, приспособленные для питания, в частности, потому, что одного оплодотворения вскоре после линьки в имагинальную фазу самке достаточно на всю жизнь. Благодаря излишку пищи у паразитических форм питание самца становится еще менее необходимым, так как достаточно тех питательных веществ, которые находятся в яйце или получены от питания нимфы.

Гнездо является источником пищи и местом обитания, кроме того, оно может быть благоприятно в отношении других факторов, включая влажность и температуру. Чтобы поддержать свое существование или заселить новые очаги, клещи должны развить способность находить гнездо. Наиболее специфичные раздражители, способствующие этому, вероятно, исходят от хозяина. Как только клещ — обитатель гнезда — приспособливается к их восприятию, хозяин становится индикатором гнезда, и клещ начинает использовать его для расселения (клещ как «наездник») и как косвенный источник пищи (клещ как эпизойный ком-

менсал). На этой стадии непаразитические клещи уже обладают многими приспособлениями и зависимостью от хозяина, обычно встречающимися у нидикольных паразитов, и до паразитизма остается лишь один шаг.

Намеченный выше путь, ведущий к паразитизму, подтверждается постепенными эволюционными рядами как у *Haemogamasinae*, так и

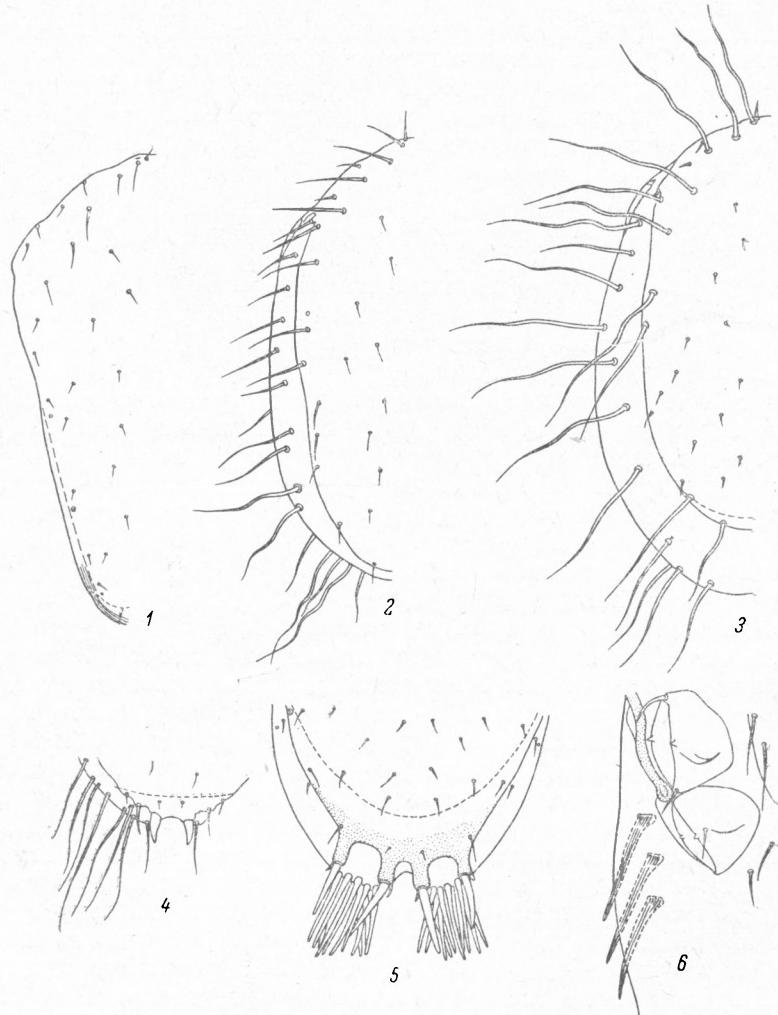


Рис. 1. Самцы видов *Macronyssus*, обладающих признаками, адаптивными в малой степени или не адаптивными совсем, которые отсутствуют у самок.

1 — *M. flavus* (Kolenati) суженным дорзальным щитом, утолщенным по краям на опистосоме; 2 — *M. meridionalis* Radovsky с бичевидными каудальными щетинками; 3 — *M. jonesi* (White) с гипертрофированными маргинальными щетинками на дорзальном щите и идиосоме; 4 — *M. crosbyi* (Ewing a. Stover) — гетероморфная форма с шиповидной щетинкой и бичевидными каудальными щетинками; 5 — *M. corethropoecilus* (Oudemans) с шиповидными щетинками M_{11} и M_{11} , расположенными на цилиндрических выростах дорзального щита и с двумя пучками шиповидных щетинок по бокам каудальной выемки; 6 — *M. uncinalis* (Canestrini) (синонимия у Эванса и Тилл, 1966) с тремя парами очень толстых шиповидных щетинок, расположенных латерально на спине.

у *Laelapinae*. У близко родственных форм развитие шло следующим образом: от факультативных нидиков через нидиковов-полифагов, которые могут быть факультативными паразитами, к облигатным паразитам. Чтобы проиллюстрировать это на примере рода *Haemogamasus*, можно выбрать *H. pontiger* (Berlese), *H. ambulans* (Thorell) и *H. liponyssoides* (Ewing) соответственно.

Кратко суммируем разрозненные данные о пищевых связях у *Haemogamasinae* и *Laelapinae*. *Haemogamasinae* изучены наиболее полно.

Eulaelaps stabularis (Koch) (Козлова, 1959) и *E. cricetuli* Vitzthum (Гончарова и Буякова, 1962) — широкие полифаги, причем *E. stabularis* питается клещами, нематодами, падалью и гниющими растительными веществами. Оба вида могут иногда прокалывать неповрежденную кожу молодых грызунов. *Haemogamasus pontiger* — факультативный нидикол, вероятно, без всяких паразитических тенденций. Хьюз (Hughes, 1961) отмечает возможность его развития на зародышах зерен пшеницы. *H. ambulans* (Furman, 1959a, 1959b), *H. nidi* Michael и *H. citelli* Bregetova and Nelzina (Нельзина, Данилова, 1956) и *H. mandschuricus* Vitzthum (Гончарова и Буякова, 1960) — полифаги, которые, возможно, могут питаться, повреждая кожу молодых животных. *H. liponyssoides* — один из нескольких видов *Haemogamasus* с тонкой клешней, лишенной зубцов, является облигатным кровососущим паразитом. Однако пищевое поведение этого вида наводит на мысль лишь о недавней адаптации к облигатному паразитизму (Radovsky, 1960). *Brevisterna utahensis* (Ewing), по-видимому, также облигатный кровосос. *Ischyropoda armatus* Keegan обычно содержит кровь в противоположность *I. furmani* Keegan, который никогда не питается тканевыми жидкостями, но, что более вероятно, — наружными выделениями.

Из *Laelapinae* *Androlaelaps casalis* (Berlese) — хищный и сапрофаговый факультативный нидикол и может прокалывать кожу птиц и молодых грызунов (Мен, 1959а, 1959б). У *A. semideserta* (Bregetova) хелициеры с меньшим количеством зубцов, и Рейтблат (1965) считает его облигатным паразитом. *A. fahrenholzi* (Berlese) (= *Haemolaelaps glasgowi*) проделывает воронкообразные отверстия в коже молодых грызунов, повреждая иногда капилляры, но он не всегда выглядит напитавшимся кровью (Furman, 1959а). У *A. centrocarpus* (Berlese) сходный тип питания (Furman, 1966). *Laelaps echidnina* Berlese питается выделениями слезной железы (Furman, 1959а), но может, вероятно, повреждать кожу, так же как *A. fahrenholzi*. Наиболее типичные виды *Laelaps* обычно не содержат кровь и могут питаться выделениями.

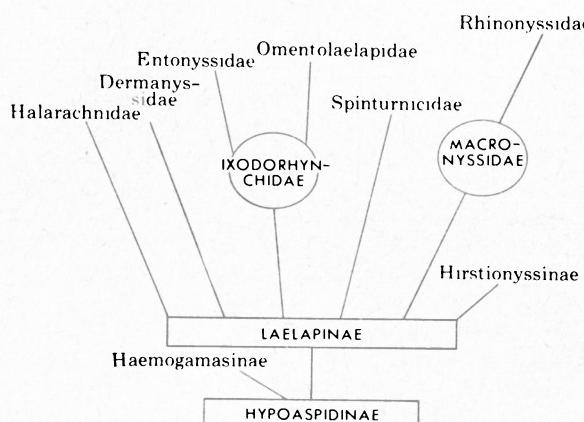
ФИЛОГЕНИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ

Так как происхождение *Laelapinae* от *Hypoaspidinae* носит, вероятно,monoфилетический характер и клещи-леляпини образуют большую и экологически самостоятельную группу, я предпочитаю рассматривать оба подсемейства как самостоятельные. Если их объединить в одно подсемейство, как это делает ряд современных авторов, то по тому же принципу можно поместить и *Hirstionyssinae*, *Haemogamasinae* и некоторые другие группы в *Laelapinae* s. lat. *Androlaelaps*, включая *Haemolaelaps*, в интерпретации Тилл (Till, 1963) на основании их морфологии, так же как по обычным связям с позвоночными, относится к *Laelapinae*. Тип строения хелициер у самцов, характерный для *Laelapinae*, служит главным признаком для разделения этих двух подсемейств.

Haemogamasinae перешли к паразитированию независимо от *Laelapinae*. На это указывают основные структурные различия, включая и форму хелициер у самцов, нехарактерную для *Laelapinae*, а также наличие аналогичных, но самостоятельных рядов, указывающих на переход к паразитизму в этих двух группах. Основная эволюционная линия паразитических *Gamasina* проходит через *Laelapinae*. *Androlaelaps* — наименее специализированный род и, по-видимому, дает начало остальным представителям этого семейства. Другие подсемейства и семейства (схема 1) могли отделяться еще ранее в процессе эволюции леляпин.

Брегетова (Bregetova, 1964), Эванс и Тилл (Evans a. Till, 1966) и Радовский (Radovsky, 1966, 1967) обращают внимание на важность типа жизненного цикла при установлении филогении паразитических *Gamasina*. На этом основании, а также по морфологическим данным, я (Radovsky, 1966, 1967) выделил *Hirstionyssus* и ряд родственных родов (*Echinonyssus*, *Patrinyssus*, *Australolaelaps*, *Trichosurolaelaps*) из *Macro-*

Схема 1



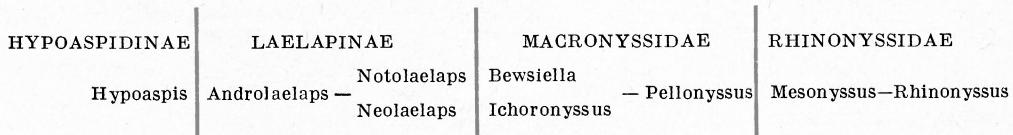
nyssidae. Эванс и Тилл (1966) объединили эти роды в подсемейство *Hirstionyssinae*. Так же как и у других леляпидных подсемейств, жизненный цикл примитивного типа — с активной или покоящейся протонимфой, но дейтонимфа всегда питающаяся.

Для *Macronyssidae* и *Rhinonyssidae* характерен не обычный жизненный цикл с питающейся протонимфой и покоящейся непитающейся дейтонимфой. Промежуточные формы служат хорошим доказательством для таких прямых рядов как *Laelapinae—Macronyssidae—Rhinonyssidae* (Radovsky, 1967). Макрониссиды *Bewsiella* и *Ichoronyssus*¹ близки к леляпинам *Notolaelaps* и *Neolaelaps*. Эти леляпинные роды — паразиты более примитивного подотряда летучих мышей *Megachiroptera*, в то время как почти все макрониссиды, которые, как полагают, близки к основному стволу семейства, паразитируют на *Microchiroptera*. Можно сделать вывод, что *Macronyssidae* произошли от леляпин, близких к *Notolaelaps* и *Neolaelaps*, и их эволюция шла параллельно с эволюцией их хозяев — летучих мышей.

Некоторые ринониссиды рода *Mesonyssus* (= *Mesonyssoides*) очень неизначительно отличаются от макрониссидных эктопаразитов птиц рода *Pellonyssus*. Брегетова (1964) указывает на сходство в развитии некоторых ринониссид и макрониссид, но одновременно отмечает совершенно другой характер развития прочих ринониссид, основываясь на сходстве ротовых частей у протонимф и дейтонимф.

Жизненный цикл макрониссидного типа, вероятно, преобладает среди *Rhinonyssidae* и, судя по данным сравнительной морфологии, имеет место у таких далеко разошедшихся родов, как *Ptilonyssus* и *Rhinonyssus*. Изучение жизненных циклов будет иметь очень важное значение в дальнейшем понимании родственных отношений внутри этого семейства.

Схема 2



Промежуточные роды (схема 2) между некоторыми семействами и подсемействами, обеспечивающие непрерывность эволюционного ряда, иллюстрируют эти отношения. Промежуточные формы выявляют общую непрерывность эволюции клещей мировой фауны.

¹ *Ichoronyssus* сейчас ограничен двумя видами — *I. scutatus* (Kolenati) (= *Spinolaelaps jacksoni* Radford) и *I. miniopteri* (Zumpt a. Patterson), которых ранее относили к *Spinolaelaps*. *Macronyssus* включает большинство видов, первоначально относимых к *Ichoronyssus* и *Hirstesia* (Radovsky, 1966, 1967).

Таблица 2

Классификация и распространение *Macronyssidae*

Подсемейства и роды	Количество видов	Основные хозяева	Географическое распространение
<i>Macronyssinae</i>			
<i>Liponyssella</i> Hirst, 1925 . .	1	Лемуры.	Эфиопская обл. (Мадагаскар).
<i>Bewsiella</i> Domrow, 1958 . .	2	Летучие мыши (<i>Rhinolophoidea</i>).	Эфиопская и Австралийская обл.
<i>Ichoronyssus</i> Kolenati, 1858	2	Летучие мыши (в основном <i>Vespertilionidae</i>).	Старый Свет.
<i>Macronyssus</i> Kolenati, 1858	26	Летучие мыши (в основном <i>Vespertilionidae</i>).	Космополиты.
<i>Megistonyssus</i> Radovsky, 1966	1	Летучие мыши (<i>Rhinolophoidea</i>).	Эфиопская обл.
<i>Parichoronyssus</i> Radovsky, 1966	4	Летучие мыши (<i>Phyllostomatoidea</i>).	Неотропическая обл.
<i>Radfordiella</i> Fonseca, 1948	3	Летучие мыши (<i>Phyllostomatoidea</i>).	Неотропическая обл.
<i>Macronyssoides</i> Radovsky, 1966	2	Летучие мыши (<i>Phyllostomatoidea</i>).	Неотропическая обл.
<i>Acanthonyssus</i> Yunker and Radovsky, 1966 . .	1	Грызуны.	Новый Свет.
<i>Ornithonyssinae</i>			
<i>Trichonyssus</i> Domrow, 1959	2	Летучие мыши (<i>Vespertilionidae</i>).	Австралийская обл.
<i>Ornithonyssus</i> Samson, 1928	16	Млекопитающие (особенно грызуны); птицы.	Новый Свет (за исключением интродуцированных).
<i>Lepronysoides</i> Fonseca, 1941	2	Грызуны.	Неотропическая обл.
<i>Draconyssus</i> Yunker and Radovsky, 1966	1	Ящерицы (в носовой полости).	Неотропическая обл.
<i>Chiroptonyssus</i> Augustson, 1945	3	Летучие мыши (<i>Molosidae</i>).	Новый Свет.
<i>Cryptonyssus</i> Radovsky, 1966	5	Летучие мыши (<i>Vespertilionidae</i>); грызуны.	Голарктика.
<i>Ophionyssus</i> Megnin, 1884	8	Змеи; ящерицы.	Космополиты.
<i>Parasteatonyssus</i> Radovsky, 1966	4	Летучие мыши (<i>Molosidae</i>).	Старый Свет.
<i>Chelonyssus</i> Zumpt and Till, 1953	3	Летучие мыши (<i>Molosidae</i>).	Эфиопская обл.
<i>Steatonyssus</i> Kolenati, 1858	32	Летучие мыши (в основном <i>Vespertilionidae</i>).	Космополиты.
<i>Pellonyssus</i> Clark and Yunker, 1956	6	Птицы.	Космополиты.

Так, *Androlaelaps* ближе к *Hypoaspis*, чем к *Neolaelaps*, *Bewsiella* ближе к *Neolaelaps*, чем к *Pellonyssus* (если принимать во внимание только морфологию и не учитывать жизненный цикл), и т. д. Для создания правильной классификации мы должны обращать особое внимание на те небольшие разрывы, которые существуют между отдельными группами. Существование промежуточных форм указывает на постоянное наличие ниш, в которых они могут успешно конкурировать, несмотря на степень дивергенции этих групп в целом.

Присоединив к *Macronyssidae* (с различных хозяев помимо летучих мышей) группы *Steatonyssus* и *Macronyssus* Радовского (1967), можно считать их эквивалентными соответственно *Ornithonyssinae* Lange, 1958 (1951) (Земская, 1966) и номинальному подсемейству *Macronyssinae* (табл. 2).

Несмотря на то, что только 2 вида *Macronyssinae* встречаются не на летучих мышах, а на других хозяевах, это подсемейство характеризуется большим морфологическим разнообразием: от *Parichoronyssus* (самки в длину немногим больше 0.3 мм, с компактным телом и короткими крепкими ногами) до *Megistonyssus* (сходен с пауком, гигант 2.5 мм в длину, ноги достигают 1.5 мм). *Ornithonyssinae* представляют собой наиболее преуспевающую ветвь макрониссин. Они относительно однообразны морфологически, все гематофаги со значительной способностью к насыщению кровью. Они освоили огромное разнообразие хозяев с политипическими родами на пресмыкающихся, птицах и различных млекопитающих, включая и летучих мышей.²

Я считаю, что все полостные паразиты млекопитающих из этой группы должны быть объединены в одно семейство, включая *Raillietinae* (клещи, паразитирующие в ушах) в качестве подсемейства *Halarachnidae*, ранее ограниченного только легочными и носовыми клещами. Весь жизненный цикл и морфология подтверждают эту точку зрения. В обеих группах — две нимфальные стадии — покоящиеся и эфемерные, тогда как личинки активны и, возможно, служат для переноса между хозяевами (дополнительные данные: см: Hull, 1956, по *Pneumonyssus* и Цимбал и Литвишко, 1955, по *Raillietia*).

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ

В табл. 3 подведен итог тому, что уже известно или может предполагаться о жизненных циклах клещей различных паразитических семейств. Таблица основана на опубликованных исследованиях жизненных циклов, но многое в ней также — результат толкования морфологических структур и отдельных наблюдений.

Некоторое отклонение типа жизненного цикла от примитивных свободноживущих форм является правилом. На протонимфальной фазе питание может и не иметь места главным образом потому, что яйца паразитических или комменсальных самок содержат в себе большое количество питательных веществ. Число свободноживущих фаз может уменьшаться за счет формирования яйца или яйца и личиночной фазы в матке.

Это важно для эктопаразитов, например *Spinturnicidae*, которые должны сохранить свободные неактивные фазы на хозяине. Факультативное яйцекроворождение имеет место у некоторых нидиков и зависит от количества или типа пищи. Некоторые виды в одинаковых условиях могут откладывать яйца, отрождать личинки или протонимф, как это показывает Мен (1959в) на примере *Androlaelaps casalis*.

² *Ornithonyssus* (в понимании Фурмана и Радовского, 1963), вероятно, развивались на грызунах в тропиках Америки и в настоящее время в восточном полушарии могут иметь только интродуцированные виды (*sylvarium*, *bursa*, *bacoti*, *ondatrae*). Другие виды, помещенные в *Ornithonyssus* и найденные в Палеарктике, должны, по моему мнению, быть включены в другие роды, в частности *Cryptonyssus* и *Parasteatonyssus*.

Таблица 3
Сравнительные особенности жизненных циклов

Семейства	Яйцо	Личинка	Протонимфа	Дейтонимфа	Тип паразитизма
<i>Laelapidae</i>					—
Примитивный тип (некоторые <i>Hypoaspidinae</i>).	я.	п. ф.	п.	п.	
<i>Haemogamasinae</i> .	я. или ж.	п. ф.	п. ф. или п.	п.	о. г.
<i>Laelapinae</i> .	я. или ж.	п. ф. или ж.	п. (или п. ф.?)	п.	о. г.
<i>Hirstionyssinae</i> .	я. или ж.	п. ф. (редко ж.)	п. ф.	п.	о. г.
<i>Myonyssinae</i> .	?	п. ф.	п. ф.	п.	о. г.
<i>Dermanyssidae</i> .	я.	п. ф.	п.	п.	о. г.
<i>Ixodorrhynchidae</i> .	я. или ж.	п. ф.	п.	п.	экт.
<i>Entonyssidae</i> .	я. или ж.	р. ф.?	р. ф.?, п.	р. ф.?, п.	экт, энд.
<i>Spinturnicidae</i> .	ж.	ж.	п.	п.	экт.
<i>Halarachnidae</i> .	я. или ж.	р. ф.	п. ф.	п. ф.	экт, энд.
<i>Macronyssidae</i> .	я. или ж.	п. ф. или ж.	п.	п. ф.	о. г. или экт.
<i>Rhinonyssidae</i> .	я. или ж.	п. ф. или р. ф.	п. (или п. ф.?)	п. ф.	экт, энд.

При мечани е. я. — яйцекладущие; ж. — развивающиеся в теле самки; п. ф. — покоящаяся фаза; р. ф. — расселительная фаза (между хозяевами); п. — питающаяся фаза (питание обязательно для линьки); ог. — обитатели гнезда; экт. — эктопаразиты; энд. — эндопаразиты.

Обозначения, выделенные жирным, указывают на преобладающее состояние.

У эндопаразитов семейств *Entonyssidae*, *Halarachnidae* и *Rhinonyssidae*, очевидно, существуют неполовозрелые фазы, приспособленные для перехода с одного хозяина на другого. Коготки личинок халарахнид и ринониссид иногда более развиты, чем у других фаз. Личинки халарахнид — единственная часто встречающаяся из преимагинальных фаз, а неполовозрелые энтониссиды часто попадаются в трахеях, а не в легких, где встречаются взрослые. Эта адаптация вполне естественна, если принять во внимание, что взрослые особи должны быть приспособлены к длительному стационарному образу жизни внутри хозяина. Неполовозрелые фазы, особенно непитающиеся, могут более легко сохранять или приобретать структурные и поведенческие адаптации для перехода с одного хозяина на другого.

В двух различных эволюционных линиях покоящейся фазе развития предшествует активная. У *Halarachnidae* личинка активна, а нимфы пассивны. У *Macronyssidae-Rhinonyssidae* протонимфа питается, а дейтонимфа — покоящаяся фаза.

В обеих линиях наблюдается функциональное расхождение между взрослой и неполовозрелыми фазами. Некоторые макрониссиды имеют протонимф, которые предварительно питаются в течение нескольких дней (вероятно, для образования новой кутикулы, Радовский, 1967) перед быстрым окончательным насыщением у взрослых. Покоящаяся нимфа или нимфы в этих эволюционных линиях представляют собой фазу, нуждающуюся лишь в минимальном приспособлении к окружающей среде и определяющей возможность интенсивной перестройки, которая предшествует наступлению зрелости. В этом смысле они функционируют как настоящая куколочная фаза.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Независимость от приспособительных воздействий. Уменьшение влияния окружающей среды на свободно живущий организм при переходе к паразитическому существованию обсуждалось выше в связи с хелициерами самца. Часто у самцов паразитических видов развиваются необычные и очевидно не адаптивные

структуры, самка же остается нормальной. Эти структуры способствуют в некоторой степени выживанию, но они, вероятно, не возникли бы, если бы не кратковременные ограниченные контакты самца с окружающей средой. На рис. 1 показаны некоторые из этих особенностей в роде *Macronyssus*.

У обоих полов наблюдается тенденция к внутривидовой изменчивости, особенно связанной со степенью развития паразито-хозяиных отношений. В одной серии из 25 эктопаразитических клещей *Macronyssus unidens* (Radovsky) 40% имело по крайней мере одну ненормальность хетотаксии на дорзальном щите (голотрихический тип). Изменчивость, включая форму щита и хетотаксию, ярче всего выражена у эндопаразитов. С утратой или редукцией функции органа влияние отбора уменьшается.

Два первично адаптивных типа эктопаразитов. Два приспособительных направления берут начало от свободноживущих хищных клещей с сильным вооружением идиосомы, голотрихическим типом хетотаксии и умеренно длинными ногами. У одного типа, представленного многочисленными леляпинами, включая *Laelaps*, идиосома компактная, степень склерогизации сохраняется или даже увеличивается, опушение консервативное, ноги короткие и сильные. Такой внешний вид связан, вероятно, с частым питанием на хозяине и относительно оседлым образом жизни. Это характерно для некоторых гнездовых клещей (многие *Laelapinae*, *Myonyssinae*, *Hirstionyssinae*), которые могут часто посещать хозяина или длительно находиться на нем. Постоянные эктопаразиты (*Ixodorrhynchidae*, *Spinturnicidae*, возможно некоторые *Macronyssinae* и т. д.) обычно питаются часто и имеют компактное тело и крепкие ноги. Редукция щитов и хетотаксии у них может быть связана с факторами, которые будут обсуждаться ниже в связи с эндопаразитами.

Второе направление включает специализацию к насыщению и более всего развито у *Macronyssidae* (особенно у *Ornithonyssinae*), *Dermanyssidae* и *Haemogamasinae*. Эти гнездовые клещи при питании очень увеличиваются в объеме и характеризуются сокращением щитов идиосомы (особенно на опистосоме), увеличением растяжимых складчатых кожных покровов и длины ног. Так как клещи не остаются прикрепленными к хозяину, им требуются более длинные ноги, чтобы нести наполненную кровью идиосому, в частности потому, что расширяется прежде всего опистосома, а коксы расположены впереди от нее. Камин (Camin, 1953) установил, что у самок *Ophionyssus natricis* (Gervais), несмотря на их относительно длинные ноги, скорость передвижения уменьшается на $\frac{1}{3}$ с увеличением веса в 5 раз при питании.

Эндопаразиты. У эндопаразитов редукция вооружения идиосомы и хетотаксии пошла дальше, частично благодаря уменьшению влияния окружающей среды. Необходимость в щитах для прикрепления мускулов и как защиты от влияния окружающей среды, а также в щетинках как органов осязания и защиты уменьшается. Однако большая пластичность идиосомы при утрате щитов создает ряд преимуществ. Паразит может более легко приспособиться к ограниченному пространству и, вероятно, меньше беспокоит хозяина, не вызывая таким образом с его стороны отрицательной реакции. Большие изменения в форме, например червеобразные *Orthohalarache attenuata* (Banks), предшествовали или шли параллельно с редукцией щитов. У эндопаразитов анус обычно расположен терминально, уменьшая накопление фекалий вокруг клещей.

Хетотаксия идиосомы. У паразитов, обитающих в гнезде, сохраняется равномерное и умеренно плотное опушение благодаря увеличению числа щетинок на растяжимых покровах. Некоторые клещи, включая большинство *Haemogamasinae*, обладают общей гипертрихией, распространяющейся на щиты и невооруженную кутикулу. У *Ornitho-*

nyssinae гипертрихия щитов у взрослых обычно ограничена областью мезонотума. Она возникает в результате появления добавочных щетинок в области между подосомальным и пигидиальным щитами протонимфы, которая подвержена наибольшим изменениям. Учитывая расположение и разнообразие развития хетотаксии, хетом идиосомы в дополнение к censorной функции может играть важную роль в защите клеща от хищников, а возможно, и от других опасностей. Это подтверждается развитием наиболее крепких щетинок (часто жестких и опущенных) и более густо расположенных на менее защищенной части идиосомы. Я видел, как хейлетиды атаковали у *Haemogamasus* область между члениками ног, а не чрезвычайно щетинистую идиосому. Виды *Ctenoglyphus* (Acaridae) с длинными перистыми щетинками, по-видимому, защищены от нападения хищных клещей.

Сохранение прикрепленного положения на хозяине. У гамазин, связанных с млекопитающими и птицами, приспособления для прикрепления менее выражены, чем у эпизойных клещей на членистоногих или рептилиях, или чем у более крупных эктопаразитов, потому что небольшие размеры этих клещей способствуют их сохранению в шерстном покрове или в оперенье. Многие клещи имеют короткие толстые ноги и крепкие коготки, чтобы удерживаться на хозяине и часто особенно увеличенные первые (*Bewsiella*, *Meristaspis*, *Dasyponyssus*), а иногда и вторые ноги (*Chiroptonyssus*). Фиштум (Vitzthum, 1932) утверждает, что клещи *Spinturnicidae* широко расставляют ноги, находясь на расправленном крыле летучей мыши, и поджимают их при складывании крыла, приспособляясь таким образом к быстрым и частым изменениям в его положении, не изменяя положения коготков. Протонимфы *Chiroptonyssus robustipes* (Ewing) (Macronyssidae) имеют коготки на второй расширенной паре ног, прикрепленные (with an outward pressure) с обеих сторон ротовых частей и активно сохраняющие это положение. Таким образом, прикрепившийся клещ сохраняет свое положение и на него не влияют изменения в положении крыла во время длительного периода питания на крыле летучей мыши.

У многих паразитов на коксах имеются вентральные, обычно каудально направленные образования, включая увеличенные шиповидные коксальные щетинки (многие *Laelapinae*, некоторые *Ixodorrhynchidae*), непричлененные, заостренные или удлиненные кутикулярные шипы (*Hirstionyssinae*) и изогнутые гребни (многие *Macronyssinae*). Плотно прижатые к поверхности, эти вентральные выросты могут зажимать волоски или неровности кожи хозяина и предотвращать смещение паразита. Коксы — это самые удобные места для образования подобных структур, так как вентральные щиты идиосомы должны сохранять свою репродуктивную или экскреторную функцию, а невооруженная кутикула слишком мягка для оказания эффективного давления выроста на другую поверхность.

Хелицеры играют иногда самую важную роль в удержании паразита на хозяине, например у *Chelanyssus* (Macronyssidae), и, вероятно, у некоторых иксодоринхид. Вся хелицера укреплена, особенно ее подвижный палец, который прикрепляется как зубец в отогнутом положении. Неподвижный палец клещни может быть редуцирован или даже утрачен. У иксодоринхид удлиненные, иногда гарпunoобразные гипостомальные корникулы выполняют закрепительную функцию. У самок *Macronyssidae* вентральные отростки на вертугах пальп, вероятно, у большинства видов управляют хелицерами. Но они расширены, образуя пару больших крючков у *Parasteatonyssus cornutus* (Keegan), и могут прикрепляться к хозяину.

Перитремы. Не установлено, какие функции выполняют перитремы у гамазин. Вероятно, первично перитремы служили для растяжения полости стигм и препятствовали таким образом замыканию отверстий дыхалец. У паразитов, как и у свободноживущих клещей, перитремы обычно открываются на поверхность узкой продольной щелью.

Среди паразитических клещей имеется выраженная тенденция к частичному или полному перемещению перитрем на спинную поверхность.

Так как вентральные дыхательные отверстия могут быть закупорены при тесном соприкосновении паразита со своим хозяином, изменение положения перитрем дает возможность сохранить свободным доступ к дыхальцам. У эндопаразитов часто сами дыхальца перемещены на спинную сторону, и тогда перитремы либо отсутствуют, либо сильно редуцированы.

Хелициры. Паразитические клещи с относительно неспециализированными хелицирами могут использовать их так же, как хищники

или сапрофаги, т. е. для удержания или разрыва пищи. Наблюдения над питанием *Androlaelaps fahrenholzi*, о котором упоминалось в этой статье ранее, подтверждают это. Наиболее часто встречающиеся изменения, которые происходят у паразитов, следующие: хелициры становятся в целом тоньше, пальцы клещни также утончаются, часто заостряются, утрачивают зубчики, а щетинки и перепончатые отростки редуцируются или исчезают. Тонкие крючки, гребни и подобные образования могут способствовать смыканию пальцев клещней. Хелициры такого типа могут действовать как единый прокалывающий орган с клешнями, тесно прижатыми друг к другу и образующими колющий конец. Это встречается у *Macronyssidae*, *Hirstionyssinae*, у многих *Rhinonyssidae* и у некоторых *Haemogamasinae*. То, что менее специализированные клещи могут легко приспособливаться путем подобных видоизменений к паразитическому типу питания, иллюстрируется как частотой независимого развития последних, так и сходством примитивным их типом.

Рис. 2. Морфология хелициер самок *Dermanyssidae*.

1 — *Liponyssoides* sp., часть стержня хелициры с вогнутой медиальной поверхностью (боковые вырезки вследствие изгибаия по направлению к вогнутости); 2 — *Dermanyssus gallinae* (De Geer) — поперечный разрез через разделенные ветви хелициер. Медиальные вогнутости в положении покоя открываются вентринально; 3 — *D. gallinae*, поперечный разрез через ветви хелициер, соединенные и частично выпнутые в переднюю часть гиатосомы. Сближенные хелициры образуют трубку для насасывания крови; в этом положении хелициры скрепляются вместе крошечными тонкими вентромедиальными отростками, видными на обоих рис. 2, 2, 3.

этого типа хелициер с наиболее

У *Dermanyssidae* стилетовидные хелициры могут функционировать, как у кровососущих комаров. На рис. 2 показано трубчатое строение сомкнутых вместе противостоящих хелициер. Трубка проникает в кожу, образуя канал, по которому поступает кровь; возможно, при чередующемся движении впрыскивается и слюна. Эванс с соавторами (Evans a. al., 1961) и Лавуапьер (Lavoipierre, личное сообщение) предполагают, что у некоторых *Ornithonyssinae* этот канал образовался из медиальных бороздок в хелицирах. Лавуапьер и Бек (Lavoipierre a. Beck, устное сообщение) обнаружили, что *Chiroptonyssus robustipes* разрывает кровеносный сосуд и затем питается из кровоизлияния, образовавшегося в тканях.

Dermanyssidae, вероятно, высасывают кровь из сосудов, вводя в них хелицирную трубку и получая кровь непосредственно из них.

Перевод И. И. Шуваловой и Н. Г. Брегетовой.

Л и т е р а т у р а

- (Б р е г е т о в а Н. Г.) В р е г е т о в а Н. Г. 1964. Some problems of evolution of the rhinonyssid mites (Report presented First Int. Congr. Parasitol.) Zool. Inst. Nauka Leningrad.
- Г о н ч а р о в а А. А. и Б у я к о в а Т. Г. 1960. Биология гамазового клеща *Haemogamasus mandschuricus* Vitzth. в условиях Забайкалья. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 19 : 155—163.
- Г о н ч а р о в а А. А. и Б у я к о в а Т. Г. 1962. Биология гамазового клеща *Eulaelaps cricetuli* Vitzthum в Забайкалье. Зоол. журн., 41 (1) : 139—143.
- З е м с к а я А. А. 1966. Новый для фауны СССР вид гамазовых клещей — *Ornithonyssus pavlovskii* Lange, 1959, и диагностика клещей подсемейства Ornithonyssinae. Зоол. журн., 45 (1) : 50—60.
- К о з л о в а Р. Г. Питание клеща *Eulaelaps stabularis* C. L. Koch, 1836 (Laelaptidae, Gamasides, Parasitiformes). Зоол. журн., 38 (1) : 44—53.
- М э н Ян-пунь. 1959а. К вопросу о питании клещей *Haemolaelaps casalis* (Gamasoidea, Parasitiformes). Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 28 (4) : 477—481.
- М э н Ян-пунь. 1959б. К вопросу о питании клещей *Haemolaelaps casalis* (Gamasoidea, Parasitiformes). Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 28 (5) : 603—609.
- Н е л ь з и н а Е. Н. и Д а н и л о в а Г. М. 1956. Материалы к биологии клещей сем. Haemogamasidae (Gamasoidea, Parasitiformes). I. Питание *Haemogamasus citelli* Breg. et Nelz. и *H. nidi* Mich. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 25 (4) : 352—358.
- Р е й т бл а т А. Г. 1965. Биология гамазового клеща *Haemolaelaps semidesertus* Breg. (Gamasoidea, Parasitiformes). Зоол. журн., 44 (6) : 863—869.
- Ц ы м б а л Т. Г. и Л и т в и н к о Н. Т. 1955. Об ушном акариазисе у крупного рогатого скота. Зоол. журн., 34 (6) : 1229—1241.
- С а м i n J. H. 1953. Observations on the life history and sensory behavior of the snake mite, *Ophionyssus natricis* (Gervais) (Acarina: Macronyssidae). Spec. Publs. Chicago Acad. Sci., 10 : 1—75.
- D o s s e G. 1959. Über den Kopulationsvorgang der Raumilben aus der Gattung *Typhlodromus* (Acar., Phytoseiidae). Pflanzenschutzberichte, 22 : 125—133.
- E v a n s G. O. 1955. A review of the laelaptid paraphages of the Myriapoda with descriptions of three new species (Acarina: Laelaptidae). Parasitol., 45 : 352—368.
- E v a n s G. O., S h e a l s J. G. and M a c F a r l a n e D. 1961. The terrestrial Acari of the British Isles. Volume I. Introduction and biology. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London : I—V + 1—219.
- E v a n s G. O. and T i l l W. M. 1966. Studies on the British Dermanyssidae (Acari: Mesostigmata). Part II. Classification. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool., 14 : 109—370.
- F a i n A. 1963. La spermathéque et ses canaux adducteurs, chez les Acariens Mésostigmatiques parasites des voies respiratoires. Acarol., 5 : 463—479.
- F u r m a n D. F. 1959a. Feeding habits of symbiotic mesostigmatid mites of mammals in relation to pathogen—vector potentials. Am. J. trop. Med. Hyg., 8 : 5—12.
- F u r m a n D. P. 1959b. Observations on the biology and morphology of *Haemogamasus ambulans* (Thorell) (Acarina: Haemogamasidae). J. Parasitol., 45 : 274—280.
- F u r m a n D. P. 1966. Biological studies on *Haemolaelaps centrocarpus* Berlese (Acarina: Laelapididae) with observations on its classification. J. Med. Ent., 2 : 331—335.
- F u r m a n D. P. and R a d o v s k y F. J. 1963. A new species of *Ornithonyssus* from the white-tailed antelope squirrel, with a rediagnosis of the genus *Ornithonyssus* (Acarina: Dermanyssidae). Pan-Pacif. Ent., 39 : 75—79.
- H u g h e s A. M. 1961. The mites of stored food. H. M. S. O., London : 1—287.
- H u l l W. B. 1956. The nymphal stages of *Pneumonyssus simicola* Banks, 1901 (Acarina: Halarachnidae). J. Parasitol., 42 : 653—656.
- L a v o i p i e r r e M. M. J. and B e c k A. J. 1968. The feeding mechanism of *Chiroptynyssus robustipes* (Acarina: Macronyssidae) as observed in the transilluminated bat wing. Exp. Parasitol. (in press).
- M i c h a e l A. D. 1892. On the variations in the internal anatomy of the Gamasinae, especially in that of the genital organs and on their mode of coition. Trans. Linn. Soc. Lond. Ser. 2, Zool., 5 : 292—315.
- M i t c h e l l R. W. 1963. Comparative morphology of the life stages of the nasal mite *Rhinonyssus rhinolethrum* (Mesostigmata: Rhinonyssidae). J. Parasit., 49 : 506—515.
- R a d o v s k y F. J. 1960. Biological studies on *Haemogamasus liponyssoides* Ewing (Acarina: Haemogamasidae). J. Parasitol., 46 : 410—417.
- R a d o v s k y F. J. 1966. Revision of the macronyssid and laelapid mites of bats: Outline of classification with descriptions of new genera and new type species. J. med. Ent., 3 : 93—99.
- R a d o v s k y F. J. 1967. The Macronyssidae and Laelapididae (Acarina: Mesostigmata) parasitic on bats. Univ. Calif. Publ. Ent., 46 : I—VIII + 1—288.
- R a d o v s k y F. J. 1968. Adaptive radiation in the parasitic Mesostigmata. Proceedings of the Second International Congress of Acarology (in press).
- T i l l W. M. 1963. Ethiopian mites of the genus *Androlaelaps* Berlese s. lat. (Acar—Mesostigmata). Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool., 10 : 1—104.

- Vitzthum H. 1932. Neue parasitische Fledermausmilben aus Venezuela. Z. Parasitenk., 4: 1-47.
Young J. H. 1959. The morphology of *Haemogamasus ambulans* (Thorell) with emphasis on the reproductive system (Acarina: Haemogamasidae). Ph. D. dissertation, Univ. Calif., Berkeley: I-V + 1-125.
-

EVOLUTION AND ADAPTIVE RADIATION OF GAMASINA
PARASITIC ON VERTEBRATES (ACARINA: MESOSTIGMATA)

F. Radovsky

*The G. W. Hooper Foundation, University of California Medical Center,
San Francisco, California, U.S.A.*

S U M M A R Y

The Gamasina are of particular interest to the parasitologist because the range of extant forms permits examination of many intermediates in the acquisition and evolution of parasitism. Nest-dwelling is important in the establishment of the parasitic relationship. Pressures relative to mating are involved in the tendency to concentrate in nests, and the characteristics of a non-parasitic nidicole may closely preadapt the species for parasitism.

To determine relationships between parasitic groups, greater emphasis is now being placed on post-embryonic developmental patterns, particularly with regard to the activity or quiescence of preimaginal stages. The many forms that intergrade between groups also contribute to understanding the phylogeny.

Changes in the life history are associated with the particular needs and capabilities characteristic of the parasite. Certain quiescent stages appear to function analagously to the insect pupal stage.

Various structural modifications are considered in relation to their parasitic functions. Chelicerae of *Dermanyssidae* are specialized to act in a similar manner to the fascicles of some hematophagous insects.
